BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 39 — N° 6, 1967 (1968), pp. 1028-1043.

# *OBSERVATIONS SUR LE SQUELETTE CERVICAL ET SPÉCIALEMENT SUR LES HYPAPOPHYSES DES SAURIENS VARANOIDES ACTUELS ET FOSSILES*

Par Robert HOFFSTETTER et Jean-Pierre GASC

Les Varanidae constituent une famille très homogène (tous leurs représentants actuels appartiennent au seul genre *Varanus*) et très caractérisée (au point que les anciens auteurs ont parfois opposé les Monitors, comme on les appelait, aux vrais Lézards). Par la suite, on leur a reconnu des affinités plus ou moins marquées avec deux petites familles relictes actuelles (Lanthanotidae et Helodermatidae) et avec diverses familles du Crétacé (Aigialosauridae, Dolichosauridae et Mosasauridae) et du Tertiaire (Necrosauridae). L'ensemble, dont l'appartenance aux Sauriens ne fait aucun doute, est actuellement considéré comme une superfamille (Varanoidea) ou une section de rang plus élevé (Platynota), dont la compréhension n'a pas encore recueilli l'accord de tous les spécialistes.

Parmi les caractères particuliers des Varanoidea, nous ne considérerons ici que ceux qui concernent le squelette cervical et plus spécialement les hypapophyses. A la suite de Cuvier, Stannius, etc., nous définissons la région cervicale comme la portion du rachis antérieure à la première vertèbre dont les côtes atteignent le sternum.

## 1° Varanidae Actuels.
(fig. 1)

Le cou des Varans, remarquablement allongé par rapport à celui des autres Sauriens modernes, présente un certain nombre de particularités, qu'il convient de rappeler ou de préciser :

*a*) La région cervicale compte 9 vertèbres (désignées ci-après comme V1 à V9) ; sauf anomalies individuelles, c'est un nombre constant dans la famille ; c'est aussi le plus fort observé chez les Sauriens actuels ; en dehors des Varanidae, on ne le connaît que chez les Lanthanotidae et, à titre de variation individuelle, chez quelques rares Gekkonidae et Scincidae.

*b*) Les vertèbres cervicales des Varans sont allongées, de sorte que,

dans cette famille, à une exception près [1], le maximum de longueur des centra présacrés se situe dans la région cervicale, au voisinage de V5-V6 ; cette longueur s'abaisse dans la région scapulaire et atteint une sorte de plateau dorsal. Au contraire chez les autres Sauriens, les vertèbres cervicales restent courtes, et la longueur des centra croît progressivement jusqu'à un maximum situé dans la partie postérieure du tronc : des graphiques très démonstratifs à cet égard sont préparés par l'un de nous (J.-P. Gasc) et seront publiés prochainement.

*c*) Les premières côtes articulées sont portées par V6 ou V7 ; il y a donc 5 ou 6 vertèbres antérieures sans côtes libres. Ces chiffres confèrent également aux Varans une position extrême, puisque les autres Sauriens ne possèdent que 1 à 4 vertèbres sans côtes, à l'exception de quelques rares Agamidae qui atteignent le chiffre 5.

*d*) Diverses apophyses vertébrales sont coiffées par des épiphyses, constituées par un tissu osseux très compact et très dur, servant d'attache à des tendons ou ligaments. C'est notamment le cas du bord dorsal de la neurépine, des processus transverses des vertèbres sans côtes, et — nous le préciserons plus loin — de l'extrémité des hypapophyses.

*e*) Les hypapophyses cervicales sont toujours puissantes, ce qui est corrélatif de la longueur et de l'importance des muscles cervicaux qui s'y insèrent (m. subvertebralis, pars capitis et cervicis). Ces hypapophyses sont généralement développées jusqu'à V8 ; l'axis en porte deux, une antérieure et une postérieure ; les suivantes occupent une position postérieure sous leurs centra respectifs : c'est là une disposition banale, que l'on retrouve notamment chez les Anguidae et les Scincidae, et aussi chez les Amphisbéniens et les Serpents. Mais, chez les Varans, certaines de ces hypapophyses présentent une morphologie et une constitution particulière, qui ont déjà été observées par Cuvier (1824, pp. 284-285, pl. XVII : Monitor). Au vrai, les deux premières n'ont pas de particularités importantes : celle de l'atlas, assez faible, est formée par le premier hypocentrum (*h*1), lequel est uni par suture aux deux hémi-arcs atlantiens ; la deuxième, longue et grêle, couchée vers l'arrière, est formée par le 2$^{e}$ hypocentrum (*h*2), lequel est fixé par suture sous l'odontoïde et la partie antérieure du centrum de l'axis. Mais les suivantes (hypapophyse postérieure de l'axis, hypapophyses des vertèbres V3 à V7, parfois aussi de V8) sont constituées par un processus basal, continu avec le centrum, et par un élément distal (simple ou complexe) uni par suture au précédent. C'est là un type très particulier, qui a été diversement interprété :

— Compte tenu de la présence, déjà notée, d'épiphyses coiffant diverses apophyses vertébrales chez les Varans, il était naturel de considérer aussi comme une épiphyse l'élément distal des hypapophyses cervicales. C'est ce qu'ont fait notamment Cuvier (1824, p. 284, pl. XVII, fig. 17-20) et Bou-

1. Chez *Varanus exanthematicus*, les vertèbres cervicales ne présentent qu'une faible élongation : il en résulte que la courbe des longueurs vertébrales est subhorizontale dans la région cervicale (différence avec les Sauriens communs), mais ce plateau reste au-dessous du maximum observé dans la région du tronc. Nous réservons pour l'instant ce cas aberrant, apparemment lié à des caractères céphaliques et dentaires qui traduisent un régime alimentaire particulier.

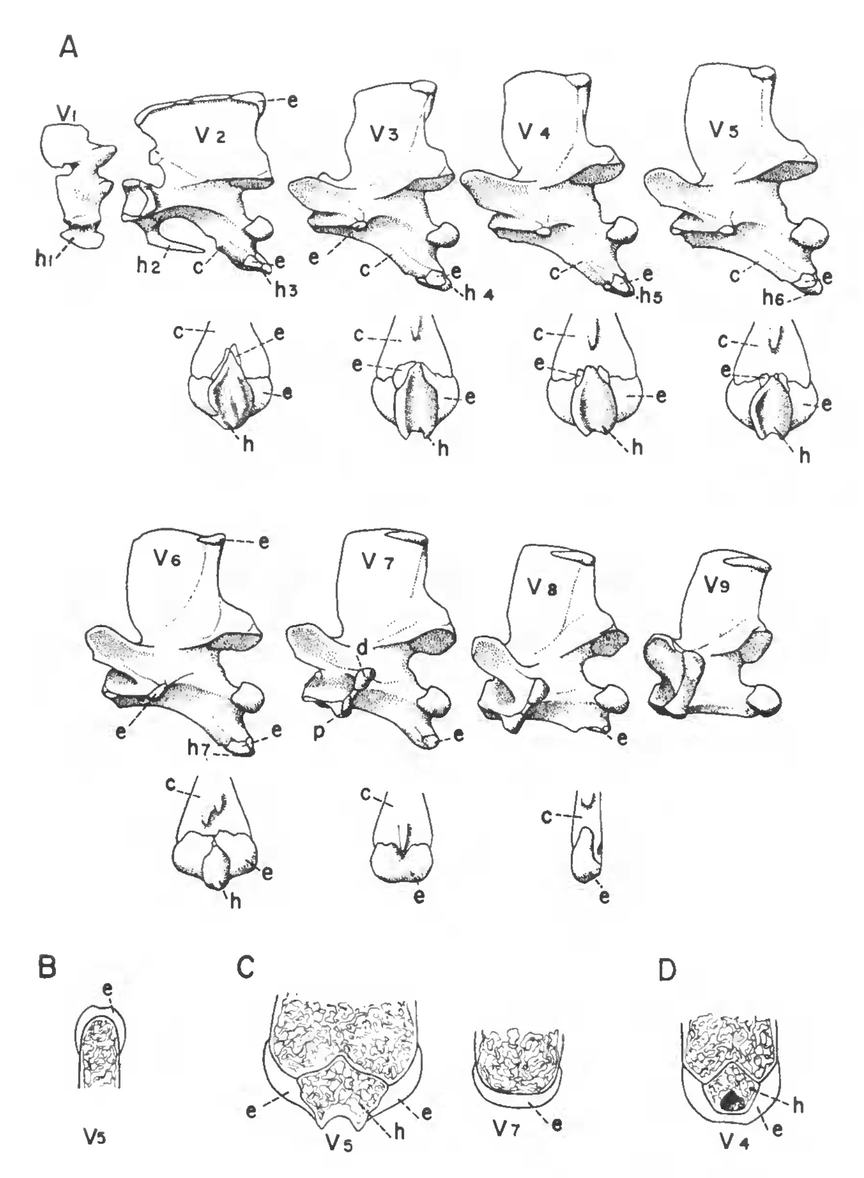



FIG. 1. — Vertèbres cervicales de *Varanus*.

A — *Varanus salvator* : les 9 vertèbres (V1 à V9) en vue latérale, × 3/4 ; sous chaque vertèbre, vue ventrale de l'hypapophyse correspondante, × 3/2.

B — *V. salvator* : coupe transversale de la neurépine de V5.

C et D — Coupes transversales des hypapophyses chez *V. salvator* (C) et chez *V. niloticus* (D).

*c* : base hypapophysaire formée par le centrum ; *e* : épiphyse ; *d* : diapophyse ; *h* : hypocentrum ; *p* parapophyse.

LENGER (1891, note 4, p. 113). On était alors conduit à interpréter la partie basale de l'hypapophyse comme un hypocentrum intimement soudé au centrum vertébral (HOFFSTETTER, 1939, p. 28, et fig. 8 E p. 27), interprétation d'autant plus vraisemblable qu'une telle fusion est classiquement connue chez tous les Anguioidea (Anguidae, Anniellidae, Xenosauridae, Shinisauridae), chez divers Scincoidea (Dibamidae et nombreux Scincidae), et aussi chez les Amphisbéniens et les Serpents. Dans cette hypothèse, les Varans se particulariseraient simplement par l'acquisition d'une épiphyse terminale.

— Une autre interprétation a été proposée par GADOW (1896, p. 29, fig. 21), et plus explicitement par OSBORN (1900, fig. 4 B, p. 5). Selon ces auteurs, l'élément distal est un hypocentre (basiventralia de GADOW, intercentrum d'OSBORN) porté par une hypapophyse d'origine centrale (= pleurocentrale). En d'autres termes, pour reprendre la nomenclature d'OWEN (1840), les hypapophyses des Varans comprendraient une partie basale *exogène* (formée par une excroissance du centrum) et une partie distale *autogène* (due à un centre d'ossification propre) [1]. Elles seraient donc très différentes de celles des Anguioidea, Amphisbéniens et Serpents (formées par un hypocentrum soudé au centrum qui le précède) et sépareraient nettement les Varanidae de ces divers groupes.

— Plus récemment, GASC (1961, p. 720 et fig. 4, p. 721) a apporté un fait nouveau en signalant que, très souvent, la pièce distale de l'hypapophyse des Varans n'est pas simple mais comprend des éléments distincts, représentant l'hypocentre coiffé par une épiphyse terminale. Son interprétation s'apparente donc à la précédente, en la complétant : l'hypapophyse des Varans comprendrait une base d'origine centrale, un hypocentrum individualisé et une épiphyse.

Les interprétations précédentes sont toutes fondées sur l'observation externe de la vertèbre, de sorte qu'aucune n'est parfaitement démonstrative. Pour essayer de mettre fin aux débats et d'aboutir à un accord général, nous avons pratiqué des sections transversales dans diverses hypapophyses de Varans (notamment dans l'exemplaire même figuré par GASC). Il est évident que cette étude, pour être pleinement satisfaisante, devrait être complétée par des observations histologiques et embryologiques. Mais, comme on peut le voir sur les figures (fig. 1, C et D), les simples sections sont déjà clairement lisibles.

Dans le cas le plus complexe (fig. 1 C, V5 de *Varanus salvator*), l'hypapophyse apparaît bien constituée par trois éléments, qui représentent respectivement une base d'origine centrale, un hypocentre et des épiphyses. La base (*c*), en continuité avec le centrum, est formée par de l'os spongieux entouré d'os compact, celui-ci surtout développé au contact des surfaces libres. L'hypocentre (*h*) a la même constitution ; il est relié à la portion basale par une suture, affectant la forme d'une surface grossièrement conique. Les épiphyses (*e*) (en tous points comparables à celles qui coiffent

1. Noter que cette interprétation s'oppose formellement à l'opinion exprimée par BOULENGER (1891, p. 113) : « No Reptile shows an exogenous hypapophysis together with an autogenous hypapophysis, wedge-bone or chevron on the same centrum ».

les neurépines, voir fig. 1 B) sont uniquement constituées par de l'os compact très dur ; elles comprennent ici deux pièces principales, qui masquent latéralement la suture des éléments précédents ; mais il peut s'y ajouter quelques éléments supplémentaires non constants [1] (voir fig. 1 A). Nous rejoignons donc pratiquement le schéma interprétatif de Gasc (1961, fig. 4), à cette différence près que, dans celui-ci, H3 et H4 représentent en réalité des épiphyses, tandis que, sur les mêmes hypapophyses, E est en fait l'extrémité visible de l'hypocentrum. On peut observer aussi des dispositions plus simples, dérivées de la précédente. Ainsi, dans les hypapophyses cervicales moyennes de certains Varans, les épiphyses latérales se réunissent en un capuchon qui masque complètement l'hypocentre réduit (fig. 1 D). Dans les vertèbres plus postérieures (le plus souvent V7 et parfois V8), la partie basale de l'hypapophyse, moins robuste, est coiffée directement par l'épiphyse (fig. 1 C, V7), tandis que l'hypocentre a complètement disparu. L'épiphyse elle-même peut disparaître, notamment sur V8 : l'hypapophyse est alors réduite à une crête sagittale d'origine centrale. Enfin, et c'est le cas presque général pour V9, cette crête elle-même disparaît et la face ventrale du centrum est lisse, comme celle des vertèbres du tronc.

En résumé, les hypapophyses cervicales des Varans présentent des particularités remarquables. Elles s'accordent avec celles des Anguioidea (et aussi des Amphisbéniens et des Serpents) par le fait que les hypocentres, à partir de *h*3, ont subi un déplacement vers l'avant pour se fixer à l'arrière du centrum immédiatement antérieur. Mais elles se distinguent par certains caractères, les uns plus primitifs (hypocentres individualisés), les autres plus évolués (développement d'hypapophyses d'origine centrale, portant l'hypocentre à son extrémité ; développement d'épiphyses composées d'un ou de plusieurs éléments).

Le caractère le plus remarquable, inconnu chez les Squamates autres que les Varanoidea, est précisément le développement d'hypapophyses d'origine centrale, coexistant avec des éléments hypocentraux individualisés. Notons que, bien que moins nette, une disposition analogue se retrouve dans la queue des mêmes Varans, où les os chevrons (d'origine hypocentrale) s'articulent sur des reliefs formés par la face ventrale du centrum.

### 2° Helodermatidae.

La famille est représentée aujourd'hui par un seul genre et deux espèces habitant le SW des Etats Unis et l'W du Mexique ; mais un genre éteint, *Eurheloderma*, a vécu en Europe occidentale à l'Eocène-Oligocène.

Le cou d'*Heloderma* comporte 8 vertèbres, qui restent relativement courtes : la courbe des longueurs des centra s'élève depuis V3, d'abord assez rapidement puis plus lentement, jusqu'à un maximum situé vers V25-V30.

1. Noter que les autres épiphyses, et spécialement celle qui coiffe la neurépine de l'axis, peuvent aussi se fragmenter en plusieurs éléments : voir fig. 1A.

La première paire de côtes est portée par V4. Par ces divers caractères, les Helodermatidae s'accordent avec la majorité des Sauriens et apparaissent moins spécialisés que les Varans.

Les hypocentres cervicaux ont subi une régression manifeste. Celui de l'atlas est banal et forme une petite saillie ventrale. L'axis en porte deux (*h*2 et *h*3), unis par une suture au centrum, et ne formant pratiquement pas de relief hypapophysaire ; chez *Heloderma suspectum* (fig. 2 A) *h*2 est assez grand et vient presque au contact de *h*3 ; ces deux éléments se réduisent chez *H. horridum* (fig. 2 B) où *h*2, beaucoup moins développé vers l'arrière, est largement séparé de *h*3 [1]. Il semble que tous les hypocentres postérieurs aient disparu. Le fait est certain pour *H. horridum*. En ce qui concerne *H. suspectum*, sur le seul squelette observable à Paris, V3 porte un léger relief ventral postérieur qui a été détérioré lors de la préparation, de sorte qu'on peut se demander s'il ne supportait pas un petit *h*4 ; cependant Shufeldt (1890, p. 215), à propos de V3 de la même espèce, précise que « it does not develop the autogenous hypapophysis » ; et Miss Grandison veut bien nous confirmer que l'exemplaire du British Museum est également démuni de *h*4 individualisé et de toute trace d'insertion d'un tel élément.

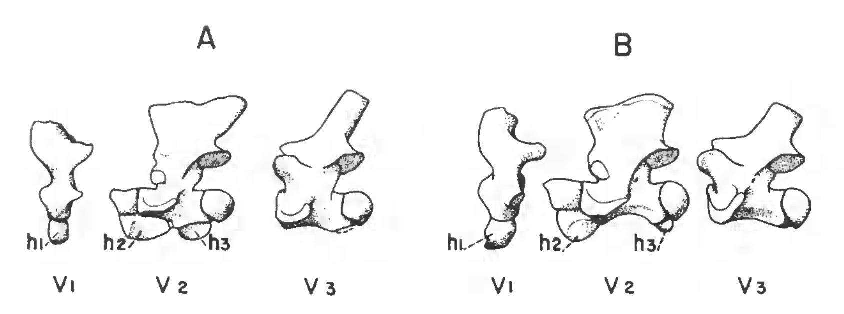



Fig. 2. — Les 3 premières vertèbres cervicales de *Heloderma suspectum* (A) et *H. horridum* (B), × 2.
*h* : hypocentrum.

Par ces divers caractères, les Helodermatidae s'écartent nettement des Varanidae (et aussi des Lanthanotidae, comme nous le verrons plus loin) : leur cou court et leurs hypapophyses cervicales réduites montrent qu'ils se sont engagés dans une autre voie évolutive.

Tous les auteurs s'accordent pour rattacher les Helodermatidae aux Anguimorphes, mais il est plus difficile de se prononcer sur leur attribution aux Varanoidea ou aux Anguioidea. Leurs divers caractères anatomiques parlent dans l'un ou l'autre sens. Sur les bases ici considérées, les Helodermatidae s'accordent avec les Varanoidea par le fait que leurs hypocentres cervicaux restent individualisés (alors qu'à partir de *h*3, ils sont soudés au centrum chez les Anguioidea) et que leurs os chevrons sont articulés

1. Déjà vu par Troschel (1853, p. 304, Taf. XIV, fig. 2) et interprété par lui comme une épiphyse.

(ils sont soudés chez la plupart des Anguioidea, à l'exception de *Shinisaurus* et *Xenosaurus*). Mais il n'y a là rien de démonstratif, puisqu'on retrouve ces caractères dans des groupes très divers (Scincomorpha, Iguania, Gekkota). En fait, l'ensemble des caractères connus des Helodermatidae conduit à les interpréter comme un rameau intermédiaire entre Anguioidea et Varanoidea, enraciné au voisinage du point de bifurcation ; de sorte que l'attribution des Helodermatidae à l'une ou l'autre de ces superfamilles est quelque peu conventionnelle.

### 3° Lanthanotidae.

La famille ne comprend qu'une espèce, *Lanthanotus borneensis*, d'ailleurs rare et confinée à Borneo. Son anatomie est encore incomplètement connue, malgré l'importante monographie que lui ont consacrée McDowell & Bogert (1954). En particulier, en ce qui concerne les hypapophyses cervicales, ces auteurs se bornent à noter que l'axis en porte deux.

Grâce à l'obligeance du professeur Guibé, nous avons pu examiner un exemplaire, récemment acquis par échange avec le *Chicago Natural History Museum*. Des radiographies ont été faites, et certaines observations ont pu être contrôlées ou complétées par des dissections partielles (fig. 3).

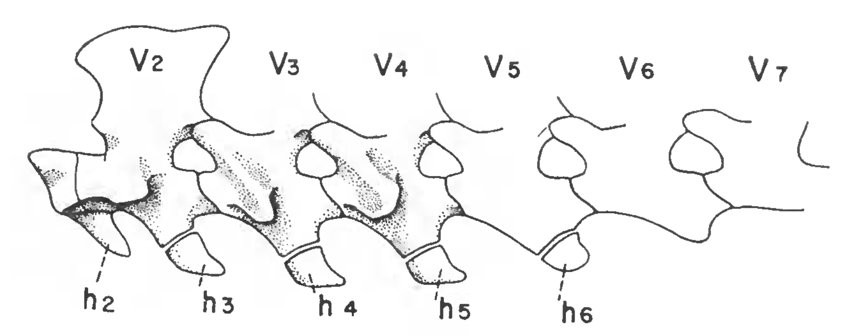



Fig. 3. — Les vertèbres cervicales 2 à 7 de *Lanthanotus borneensis*, × 6.
*h* : hypocentrum.

*Lanthanotus* s'accorde avec les Varanidae par le nombre de ses vertèbres cervicales (9). Mais celles-ci n'ont subi qu'une faible élongation, de sorte que la courbe des longueurs vertébrales reste très proche de celle d'*Heloderma*, avec cependant un écrasement général traduisant une moindre différence entre les longueurs des vertèbres cervicales et dorsales. Par ailleurs, la première paire de côtes est portée par V4, comme chez *Heloderma* et de nombreux Sauriens non varanoïdes.

Les hypapophyses sont développées jusqu'à V6. L'hypocentre de l'atlas (fig. 3, *h*1) forme la première. L'axis en porte deux : l'antérieure est formée par *h*2, uni par suture à l'odontoïde et au centrum de l'axis ; la postérieure comprend une base d'origine centrale, prolongée par un hypo-

centre suturé (contrôlé par dissection) ; il n'y a pas d'épiphyses différenciées. Les hypapophyses de V3, V4, V5 sont constituées comme la précédente. V6 ne porte qu'une hypapophyse simple, relativement basse, dépourvue d'élément distal (c'est-à-dire d'hypocentre).

En résumé, les hypapophyses cervicales de *Lanthanotus* sont fondamentalement constituées comme celles des Varans. Cependant les bases (origine centrale) sont moins développées, tandis que les hypocentres sont relativement plus importants ; d'autre part, il n'y a pas d'épiphyses. Ces divers caractères traduisent un stade évolutif moins avancé. En revanche la régression des hypocentres postérieurs (le dernier conservé est *h*6 porté par V5) apparaît comme un caractère plus évolué.

En fait, comme l'ont démontré McDowell & Bogert sur d'autres bases, *Lanthanotus* est beaucoup plus proche des Varans que d'*Heloderma*, ce qui justifie sa séparation dans une famille propre. Dans la faune actuelle, les Varanidae et les Lanthanotidae sont les seuls Squamates chez lesquels : 1° le cou s'est allongé à la fois par l'augmentation du nombre des vertèbres cervicales (9) et par l'élongation plus ou moins forte de leurs centra ; 2° les hypapophyses cervicales moyennes sont constituées par un processus basal d'origine centrale et par un hypocentre distal individualisé.

### 4° Varanoidea du Tertiaire.

#### *a*) Varanidae

Les terrains tertiaires ont livré des restes de Varanoidea, dont certains se rattachent clairement aux Varanidae, tandis que d'autres correspondent à des groupes éteints.

Certaines formes, connues depuis le Miocène supérieur et localisées dans l'Ancien Monde, s'accordent parfaitement, dans tous leurs caractères observables, avec le genre *Varanus*. Il n'y a donc pas lieu de revenir ici sur leurs caractères.

Nous ne ferons que mentionner le genre *Megalania*, du Pliocène australien, caractérisé par son gigantisme et sa tendance à la pachyostose. Son squelette cervical est pratiquement inconnu ; mais tous ses caractères observables indiquent une étroite parenté avec les Varans.

Le Paléogène nord-américain et ouest-européen a fourni des fossiles évidemment apparentés, mais distincts. Il s'agit des Saniwinae (*Saniwa* et genres voisins) ; les travaux de Gilmore (1922, 1928) montrent que, au moins chez *Saniwa*, le squelette cervical est très semblable à celui des Varans. En l'absence de sternum (non conservé), on ne peut pas déterminer le nombre exact des vertèbres cervicales ; mais on constate que celles-ci ont subi une nette élongation ; la pl. 3 de Gilmore (1928) est à cet égard très démonstrative ; on y voit que le maximum des longueurs vertébrales se situe dans le cou, en avant de V5, et qu'il est donc plus antérieur que chez les Varans eux-mêmes. L'hypapophyse postérieure de l'axis et les hypapophyses suivantes (jusqu'à V5) portent, comme chez les Varans, un élément distal qui a évidemment la même signification (hypocentre

suturé) ; V6 montre encore une crête hypapophysaire, mais sans élément distal ; les vertèbres suivantes n'ont plus de relief ventral. Selon les caractères considérés, *Saniwa* apparaît plus évolué que *Varanus* (réduction du nombre des hypocentra, report en avant de V5 du maximum des longueurs vertébrales) ou moins spécialisé (partie basale des hypapophyses moins développée).

*b*) Necrosauridae.

Cette famille éteinte, représentée par le seul genre *Necrosaurus*, n'est connue que dans le Paléogène d'Europe occidentale. Hoffstetter (1943) l'avait placée auprès des Varanidae, en l'interprétant comme un rameau ancestral attardé (architecture du squelette facial beaucoup plus primitive que chez tous les autres Varanoidea). McDowell & Bogert (1954, p. 30) la rattachent aux Xenosauridae, donc aux Anguioidea, mais leur argumentation est très discutable et repose en partie sur des caractères erronés. En fait, *Necrosaurus* présente d'indéniables traits varanoïdes (Hoffstetter, 1954 ; 1955, p. 626 ; 1962, p. 260). Pour nous en tenir aux critères ici considérés, nous rappellerons que ses hypapophyses cervicales moyennes portaient un élément distal, usuellement détaché, mais laissant une surface d'insertion parfaitement comparable à celle des Varanidae ; la partie basale de l'hypapophyse est beaucoup moins puissante que chez *Varanus*, moins même que chez *Saniwa*. Par ailleurs, les vertèbres cervicales paraissent n'avoir subi qu'une légère élongation, comme chez *Lanthanotus* ; on ne connaît que des vertèbres isolées, donc imparfaitement démonstratives, mais les plus fortes tailles observées correspondent à la région dorsale postérieure. De toute façon, la constitution si particulière des hypapophyses n'est pas connue en dehors des Varanoidea ; elle parle donc fortement en faveur du rattachement des Necrosauridae à cette superfamille, et vient appuyer les conclusions fondées sur d'autres caractères (dents, architecture de la mandibule, etc.).

## 5° Varanoidea du Crétacé.

*a*) Mosasauridae.

Malgré des caractères adaptatifs liés à leur mode de vie (nageurs marins), les Mosasaures du Crétacé supérieur ont été reconnus dès le début (Cuvier, 1808) comme de proches parents des Varans (= Monitors). Divers auteurs ont, il est vrai, tenté d'en faire un sous-ordre particulier (Pythonomorpha), séparé des Sauriens. Mais la tendance moderne est de les rapprocher des Varans, en les plaçant dans la même superfamille (Varanoidea) ou dans une superfamille voisine (Mosasauroidea).

En ce qui concerne leur squelette cervical, il est difficile de déterminer le nombre des vertèbres correspondantes, car les connexions entre vertèbres, côtes et sternum sont très rarement conservées. On doit d'ailleurs considérer séparément les divers genres. Certains d'entre eux, appartenant à des sous-familles distinctes, ont un cou court : c'est notamment le cas de

*Clidastes* (Mosasaurinae), *Platecarpus* (Platecarpinae) et *Tylosaurus* (Tylosaurinae), dont on connaît des squelettes complets ou subcomplets ; les auteurs qui les ont étudiés (Cope, Williston, Osborn) leur attribuent 7 vertèbres cervicales et ce nombre paraît sûr au moins chez l'exemplaire de *Tylosaurus* étudié par Osborn (1899) ; chez les autres genres cités, c'est de toute façon une bonne approximation, d'ailleurs confirmée par le nombre des hypapophyses, qui ne sont apparentes que jusqu'à V6. Mais divers Mosasaurinae tardifs possèdent un cou plus long, décelé par le développement d'hypapophyses plus en arrière, jusqu'à V10 chez *Plotosaurus* (= *Kolposaurus*), et même au-delà chez *Mosasaurus* (Camp, 1942, p. 5).

Les genres au cou « normal » (*Clidastes*, *Platecarpus*, *Tylosaurus :* Williston, 1898, pl. LXXII ; Osborn, 1899, pl. XXIII) présentent aussi, en ce qui concerne les longueurs vertébrales, une courbe banale : les centra s'allongent progressivement jusque dans la région postérieure du tronc (sommet assez étalé, vers V25-V35 chez *Clidastes* ; beaucoup plus aigu, vers V25, chez *Platecarpus* et *Tylosaurus* qui ont un tronc plus court), pour diminuer ensuite jusqu'à l'extrémité de la queue. L'allongement du cou, observé chez *Plotosaurus* (Camp, 1942, pl. 5) s'accompagne d'une modification profonde de la courbe des longueurs vertébrales : le maximum est reporté très en avant, dans la région cervicale et dorsale antérieure, en avant de V20 [1]. On observe donc ici une courbe qui, bien que différente, présente une évidente analogie avec celle des Varans.

En ce qui concerne les côtes cervicales, les Mosasauridae apparaissent plus primitifs que les Varans : la première paire est portée par V4 (*Platecarpus*, *Tylosaurus*, d'après Osborn, 1899) ou par V5 (*Plotosaurus* = *Kolposaurus*, d'après Camp, 1942).

Malgré une morphologie vertébrale très différente, liée à l'adaptation à la nage, il est remarquable de constater que les hypapophyses cervicales des Mosasauridae sont fondamentalement construites comme celles des Varans. Déjà Cuvier (1808, pl. 20, fig. 1 ; 1824, pl. XIX, fig. 1) a figuré une vertèbre cervicale de *Mosasaurus* dont l'hypapophyse est constituée par une processus basal continu avec le centrum et terminé par une surface concave destinée à recevoir un élément distal. Mais c'est surtout Cope (1875, pl. XVIII, fig. 1 et 4) qui a fait connaître des vertèbres complètes de *Clidastes*, encore munies de cet élément distal. La même morphologie a été retrouvée chez d'autres genres, où ces éléments distaux sont présents sur l'hypapophyse postérieure de l'axis et les suivantes (cependant la dernière hypapophyse en est généralement dépourvue). Il ne fait pas de doute qu'il s'agit, ici aussi, d'un hypocentre [2] porté par un processus basal d'origine centrale. Et ceci constitue un puissant argument en faveur de la parenté des Mosasauridae avec les Varanidae.

On remarquera cependant que, dans l'ensemble, les hypapophyses des

1. Les mesures prises sur la restitution publiée par Camp (1942) font apparaître de petits accidents (ensellements de la courbe au voisinage de V6 et de V10-V11) qui demanderaient à être confirmés par une mesure directe des pièces fossiles.

2. Il est curieux que Gadow (1901, p. 490) désigne encore ces éléments distaux comme des épiphyses alors que, dès 1896, il interprétait ces mêmes éléments, chez les Varans, comme des basiventralia.

Mosasauridae sont moins spécialisées que celles des Varans. Le processus basal (d'origine centrale) est moins développé ; il arrive même qu'il ne soit qu'ébauché, en particulier chez *Platecarpus* (voir Osborn, 1899, fig. 3 et 6 A ; 1900, fig. 1 et 4 A). Par ailleurs les hypocentres les plus antérieurs (*h*1 et *h*2) restent très primitifs et ne forment pratiquement pas de saillie hypapophysaire.

*b*) Aigialosauridae.

Les Aigialosauridae représentent une autre famille éteinte, localisée dans le Crétacé inférieur de Dalmatie et d'Istrie, et adaptée à une vie aquatique ou semi-aquatique. Leurs caractères céphaliques évoquent fortement les Varanoidea. On les considère généralement comme une souche possible des Mosasauridae.

Bien qu'on ne puisse préciser sa limite postérieure (le sternum étant inconnu) le cou apparaît normal. Les vertèbres cervicales ne montrent pas d'augmentation de leur nombre (estimé à 7 ou 8 selon les auteurs), ni d'élongation de leurs centra. Les côtes cervicales sont développées depuis V3 ou V4.

Les hypapophyses cervicales ne sont pas connues chez *Aigialosaurus* (les éléments ainsi désignés par Gorjanović-Kramberger, 1892 sont en réalité des côtes cervicales comme l'a signalé Kornhuber, 1901, p. 20). Elles ont été observées chez *Carcosaurus* (Kornhuber, 1893, p. 3, Taf. I-II) et chez *Opetiosaurus* (Kornhuber, 1901, pp. 9, 21-22, Taf. I-II). Kornhuber les décrit comme de simples saillants à extrémité ellipsoïdale ou sphérique ; il n'y signale pas d'éléments distaux (bien qu'il connaisse l'existence de ceux-ci chez *Varanus* et chez *Clidastes*) ; il précise même (1901, p. 9) que les hypapophyses d'*Opetiosaurus* ressemblent surtout à celles de *Lacerta* (ce que ne confirment pas ses figures).

De telles indications sont inattendues et assez troublantes. Si réellement les hypapophyses des Aigialosauridae sont de simples reliefs sur la surface ventrale des centra, nous sommes conduits soit à refuser d'admettre que les Mosasauridae dérivent des Aigialosauridae, soit à supposer que les hypocentres cervicaux des Varanoidea seraient des formations secondaires, apparues indépendamment chez les Mosasauridae, les Necrosauridae, les Lanthanotidae et les Varanidae, ce qui paraît peu vraisemblable ! On remarquera cependant que selon Kornhuber (1901, p. 9) l'extrémité des hypapophyses d'*Opetiosaurus* « paraît avoir été brisée en grande partie par la pression de la masse rocheuse ». Cette prétendue brisure ne correspond-elle pas à l'insertion d'un élément distal séparé ? Seul l'examen de l'échantillon permettrait d'en juger.

*c*) Dolichosauridae.

Il s'agit d'une autre famille crétacée (Néocomien-Cénomanien), constituée par des animaux nageurs, plus franchement marins que les précédents. Ici encore, les caractères ostéologiques ne permettent pas de douter de leur parenté avec les Varanidae ; mais il s'agit d'un rameau divergent, spécialisé.

En ce qui concerne le cou, on constate d'abord un accroissement notable du nombre de ses vertèbres (ou tout au moins des vertèbres situées en avant de la ceinture scapulaire) plus accentué que chez tous les autres Sauriens. Selon les genres, les estimations varient de 11 à 17 ; et on remarquera que les chiffres les plus bas sont trouvés dans les formes les plus anciennes (*Adriosaurus*, *Eidolosaurus*) et les plus élevés chez le genre le plus tardif (*Dolichosaurus*). Cependant, ce recul de la ceinture scapulaire n'est pas accompagné d'une élongation des vertèbres cervicales, de sorte que la longueur des centra croît progressivement depuis V3 jusque dans la région postérieure du tronc (voir fig. de *Pontosaurus* = « *Hydrosaurus* », Kornhuber, 1873, Taf. XXI). D'après Nopcsa, il y a 5 ou 6 vertèbres antérieures sans côtes chez *Eidolosaurus*, mais ce nombre paraît avoir été beaucoup plus élevé chez *Pontosaurus* par exemple.

Les hypapophyses cervicales sont encore mal connues. Owen (1850 p. 392) a pu dégager celle de V7 chez *Dolichosaurus*, et l'a décrite comme une courte épine inférieure comprimée, saillant vers le bas à partir de la moitié postérieure du centrum. Kornhuber (1873, p. 81, Taf. XXI) en a observé sur les 9 vertèbres antérieures de *Pontosaurus* (« *Hydrosaurus* » *lesinensis*) ; il les présente comme des hypapophyses banales, sans y signaler d'éléments distaux. Chez *Adriosaurus*, Nopcsa (1908, p. 52 = 20 du tiré-à-part) précise que V4 à V10 portent de petites hypapophyses latéralement comprimées, semblables à celles de *Pseudopus* (= *Ophisaurus*, Anguidae). Enfin Nopcsa (1923, p. 101) les décrit comme suit chez *Eidolosaurus* : « Die isolierte Hypapophysen des zweiten bis siebenten Halswirbels waren ziemlich stark entwickelt ; am Abgusse erkennt man sie als je einen kleinen komprimierten und die in Länge gezogenen Knoten, der sich an den ruckwärtigen Teil dieser Wirbel legte. Die 4. und 5. Hypapophyse sind die stärksten ». Aucune de ces observations n'établit la présence d'éléments distaux individualisés. Cependant *Eidolosaurus* pose encore un problème car l'expression « isolierte Hypapophysen », utilisée par Nopcsa n'a pas été explicitée par son auteur. Mais dans l'ensemble les hypapophyses décrites semblent être de simples reliefs tels qu'on en observe chez les Anguioidea, Amphisbéniens et Serpents. De nouvelles observations seraient nécessaires pour confirmer ces indications. Mais, même s'il en est ainsi, il n'est pas possible de savoir si ces hypapophyses sont formées uniquement par un hypocentre (comme chez les Squamates non varanoïdes) ou si elles dérivent de celles des autres Varanoidea par fusion de l'hypocentre avec un processus basal d'origine centrale.

## Conclusions.

1) Tous les Varanoidea *actuels* (Varanidae, Lanthanotidae, Helodermatidae) ont des hypocentres cervicaux individualisés. A l'intérieur des Anguimorphes *actuels*, ce caractère suffit à les séparer des Anguioidea, dont les hypocentres cervicaux postérieurs à *h*2 sont toujours intimement soudés au centrum qui les précède.

Parmi les Varanoidea fossiles, les Varanidae, les Necrosauridae et les Mosasauridae ont aussi des hypocentres individualisés. Mais il ne semble pas qu'il en soit ainsi pour les Aigialosauridae et les Dolichosauridae : de nouvelles observations seraient souhaitables, le matériel n'ayant fait l'objet que d'études anciennes.

Notons aussi que les Helodermatidae se distinguent des autres Varanoidea par une réduction considérable de leurs hypocentres cervicaux, qui ne sont connus que sur l'atlas et sur l'axis.

2) Le développement des processus hypapophysaires d'origine centrale est un caractère important, qui apparaît propre aux Varanoidea (mais non général dans ce groupe). On connaît de tels processus, à des degrés divers, chez les Mosasauridae (surtout développés chez les Mosasaurinae, y compris *Clidastes*, c'est-à-dire le genre le plus primitif), chez les Necrosauridae, les Lanthanotidae et les Varanidae (ils atteignent leur plus grand développement chez *Varanus*) : ceci parle en faveur d'une parenté entre ces quatre familles. Les mêmes processus ne sont pas développés chez les Helodermatidae, qui se distinguent ainsi des autres Varanoidea modernes. Enfin la constitution des hypapophyses cervicales des Aigialosauridae et Dolichosauridae pose encore des problèmes non résolus.

3) L'augmentation du nombre des vertèbres cervicales apparaît aussi, chez les Sauriens, comme une tendance propre aux Varanoidea, mais elle n'y est pas générale. Le nombre le plus faible (7) a été signalé chez les Aigialosauridae et chez divers Mosasauridae. Il y en a 8 chez les Helodermatidae, qui, sur ce point, s'accordent avec la plupart des Sauriens non varanoïdes. Le nombre 9 peut être considéré, dans la faune actuelle, comme une caractéristique des Varanidae et Lanthanotidae. Enfin des chiffres plus forts ont été observés d'une part chez les Mosasaurinae terminaux, d'autre part et surtout chez les Dolichosauridae.

4) L'élongation des centra cervicaux est également propre aux Varanoidea, mais elle est loin d'y être générale. Elle n'est pas apparente chez les Helodermatidae, Aigialosauridae, Dolichosauridae, et chez de nombreux Mosasauridae, où la courbe des longueurs des centra reste banale (maximum dans la région dorsale postérieure). Elle est faible chez les Lanthanotidae et les Necrosauridae, ainsi que chez *Varanus exanthematicus*. Elle est surtout nette chez les Varanidae (à l'exception de *V. exanthematicus*) et chez certains Mosasaurinae, entraînant une profonde modification de la courbe des longueurs des centra : le maximum se situe alors dans la région cervicale (Varanidae, incl. Saniwinae) ou dans les régions dorsale antérieure et cervicale (*Plotosaurus*, Mosasaurinae).

5) On observe des côtes libres à partir de V4 chez diverses familles de Varanoidea (Helodermatidae, Lanthanotidae, Mosasauridae, Aigialosauridae) qui, sur ce point, s'accordent avec de nombreux autres Sauriens. La position de la première côte libre recule chez les Varanidae et plus encore chez les Dolichosauridae ; ces deux familles occupent, à cet égard, une position extrême dans l'ensemble des Squamates.

L'ensemble des caractères précédents ne fournit pas un critère absolu

permettant de définir les Varanoidea. Mais ils illustrent un certain nombre de tendances évolutives qui sont propres à cette superfamille ou qui y atteignent leur maximum.

Un dernier point mérite d'être considéré. Depuis longtemps, on a tenté de faire dériver les Serpents des Sauriens Platynotes (ou varanoïdes) et, récemment, McDowell & Bogert (1954) ont interprété *Lanthanotus* comme un « ancêtre structural des Serpents ». A. d'A. Bellairs et G. Underwood se sont déjà élevés contre cette hypothèse, en s'appuyant sur l'anatomie de la tête. Il convient d'examiner ces opinions sur la base du squelette cervical.

En fait, il est difficile de définir une région cervicale chez les Serpents. En l'absence de sternum et de ceinture scapulaire, les divers critères invoqués donnent des indications contradictoires (voir travaux en cours de Gasc). Pour permettre une comparaison avec les Varanoidea, nous soulignerons quelques points essentiels :

— Chez les Serpents, la première paire de côtes cervicales, souvent portée par V3, est parfois conservée sur V2, notamment chez les Boidae et les Aniliidae : c'est là un caractère très primitif, plus que chez les divers Varanoidea connus (et même chez la plupart des autres Sauriens, où le seul exemple connu de côtes libres portées par l'axis correspond au fouisseur *Dibamus*) ; si donc les Serpents dérivent des Varanoidea, ils ont dû s'en séparer avant le Crétacé.

— On admet généralement que les hypapophyses des Serpents sont entièrement d'origine hypocentrale ; de plus, chaque hypocentre, à partir de *h*3, est intimement soudé au centrum qui le précède. Ces caractères se retrouvent chez les Amphisbéniens, chez les Anguioidea et chez quelques Scincoidea ; il est possible que ce soit aussi le cas des Aigialosauridae et des Dolichosauridae (ceux-ci de toute façon trop tardifs pour représenter des ancêtres possibles des Serpents). En revanche, les autres Varanoidea ont un type tout à fait différent d'hypapophyses, dont il paraît difficile de faire dériver celles des Serpents.

— De toute façon, d'autres caractères s'opposent à l'hypothèse envisagée, ne serait-ce que la disposition platytrabique (donc primitive) du crâne des Serpents, alors que tous les Sauriens, actuels et fossiles, sont tropitrabiques.

*Institut de Paléontologie et laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum.*

## BIBLIOGRAPHIE

Bellairs, A. d'A. & G. Underwood, 1951. — The origin of Snakes. *Biol. Rev.* **29**, pp. 193-237, 9 fig.

Boulenger, G. A., 1891. — Notes on the osteology of *Heloderma horridum* and *H. suspectum*, ... *Proc. Zool. Soc. London*, 1891, pp. 109-118, 6 fig.

CAMP, C. L., 1923. — Classification of the Lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **48**, pp. 289-481, fig. A-L, 1-112.

— 1942. — California Mosasaurs. *Mem. Univ. Calif.*, **13**, 1, VI + 68 p., 26 fig,. 1 frontisp., 7 pl.

COPE, E. D., 1871. — Pythonomorpha, *in* : Synopsis of the Extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, (n. s.) **14**, pp. 175-227, fig. 47-51, pl. V, XI, XII.

— 1875. — Pythonomorpha, *in* : The Vertebrata of the Cretaceous Formations of the West. *Rep. U. S. Geol. Surv. Territ.*, **2**, pp. 264-272, pl. XIV-XXXVIII.

CUVIER, G., 1808. — Sur le grand animal fossile des carrières de Maestricht. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, **12**, pp. 145-176, pl. 19-20.

— 1824. — Recherches sur les ossemens fossiles. Nouv. édit., **5**, 2e part., 1 vol., in-4°, 547 p., 23 pl.

FEJÉRVÁRY, G. J. de, 1918. — Contributions to a monography on fossil Varanidae and on Megalanidae. *Ann. Hist. Nat., Mus. Nat. Hung.*, **16**, pp. 341-467, 37 fig., 2 pl.

— 1935. — Further contributions to a monograph of the Megalanidae and fossil Varanidae... *Ibid.*, **29**, Zool., pp. 1-130, 8 fig., 14 pl.

GADOW, H., 1896. — On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, **87**, pp. 1-57, 56 fig.

— 1901. — Amphibia and Reptiles. 1 vol., XIII + 668 p., 181 fig., 1 frontisp., London (MacMillan) : *Cambridge Nat. Hist.*, vol. **8**.

GASC, J. P., 1961. — Origine et morphologie des hypapophyses chez les Reptiles. *Bull. Soc. Zool. France*, **86**, 6, pp. 713-730, 12 fig., 1 tabl.

GILMORE, C. W., 1922. — A new description of *Saniwa ensidens* Leidy, an extinct Varanid Lizard from Wyoming. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **60**, art. 23, 28 p., 3 pl.

— 1928. — Fossil Lizards of North America. *Mem. Nat. Acad. Sci.*, Washington, **22**, Mem. 3, IX + 169 p., 105 fig., 27 pl.

GORJANOVIĆ-KRAMBERGER, D., 1892. — *Aigialosaurus*, novi gušter iz krednih škriljeva otoka Hvara s obzirom na opisane jur lacertide Komena i Hvara. *Rad Jugoslav. Akad. Znan. Umj.*, Knj. 109, R. Matem.-Prir. XIV, pp. 96-123, Tab. I-II.

HOFFSTETTER, R., 1939. — Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'Ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **15**, Mém. 3, 78 p., 13 fig., 2 pl.

— 1943. — Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e sér., **15**, 3, pp. 134-141.

— 1954. — Sur la position systématique de *Necrosaurus*, Saurien de l'Eocène européen. *C. R. Somm. Soc. Géol. France*, 1954, n° 16, pp. 422-424.

— 1955. — Squamates de type moderne. *Traité Paléont.*, (Dir. J. PIVETEAU), t. V, pp. 605-662, 26 fig., Paris (Masson).

— 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Colloque Intern. C.N.R.S.*, n° 104, Probl. Actuels de Paléont. (Paris 1961), pp. 243-279.

KORNHUBER, A., 1873. — Ueber einen neuen fossilen Saurier aus Lesina. *Abh. k. k. geol. Reischanstalt*, **5**, H. 4, pp. 75-90 (= 1-16), Taf. XX-XXI.

— 1893. — *Carcosaurus Marchesettii*, ein neuer fossiler Lacertilier aus den Kreideschichten des Karstes bei Komen. *Ibid.*, **17**, H. 3, pp. 1-15, Taf. I-II.

— 1901. — *Opetiosaurus Bucchichi*, eine neue fossile Eidechse aus der unteren Kreide von Lesina in Dalmatien. *Ibid.*, **17**, H. 5, pp. 1-24, Taf. I-III.

McDowell, S. B. & C. M. Bogert, 1954. — The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of Anguinomorphan Lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **105**, 1, pp. 1-142, 43 fig., 16 pl.

Nopcsa, F., 1903. — Ueber die varanusartigen Lacerten Istriens. *Beitr. Paläont. Geol. Oest.-Ung. Or.*, **15**, H. 1, pp. 31-42 (= 1-12), Taf. V-VI (= I-II).

— 1908. — Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. *Ibid.*, **21**, pp. 33-62 (= 1-30), Taf. III (= I).

— 1923. — *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, zwei neue Neocom-Reptilien *Palaeontographica*, **65**, pp. 97-154, Taf. VII-VIII.

Osborn, H. F., 1899. — A complete Mosasaur skeleton, osseous and cartilaginous. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **1**, pp. 167-188, pl. 21-23.

— 1900. — Intercentra and hypapophyses in the cervical region of Mosasaurs, Lizards and Sphenodon. *Amer. Nat.*, **34**, n° 397, 7 p., 4 fig.

Owen, R. (1838) 1840. — A description of a specimen of *Plesiosaurus macrocephalus*, Conybeare... *Trans. Geol. Soc. London*, 2d ser., **5**, 3, pp. 515-535, pl. XLIII-XLV.

— 1850. — Description of the fossil Reptiles of the Chalk Formations, Order Lacertilia. *In* Dixon, F. : The geology and fossils ... of Sussex. 1 vol., in-4°, London.

— 1877. — On the rank and affinities in the Reptilian class of the Mosasauridae, Gervais. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **33**, pp. 682-715, 24 fig.

Shufeldt, R. W., 1890. — Contributions to the study of *Heloderma suspectum*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1890, pp. 148-244, pl. XVI-XVIII.

Troschel, F. H., 1853. — Ueber *Heloderma horridum* Wiegm. *Arch. Naturgeschichte*, Jahrg. 19, **1**, pp. 294-315, Taf. XIII-XIV.

Underwood, G., 1957. — On Lizards of the family Pygopodidae : a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *Journ. Morph.*, **100**, pp. 207-268, 11 fig.

— 1957. — *Lanthanotus* and the Anguinomorphan Lizards : a critical review. *Copeia*, 1957, n° 1, pp. 20-30.

Williston, S. W., 1898. — Mosasaurs [of Kansas]. *Univ. Geol. Surv. Kansas*, **4**, Paleont. part I, pp. 81-221, pl. X-LXXII.